

Problèmes posés par la multiplication par graine des *Panicum maximum*

Jean PERNÈS,

C.N.R.S. Laboratoire de Physiologie Pluricellulaire
91190 Gif-sur-Yvette (France)

Jean RÉNÉ, Régine RÉNÉ-CHAUME,

Yves SAVIDAN, Jean-Luc SOUCIET

Centre ORSTOM d'Adiopodoumé

B.P. 20 — Abidjan (Côte-d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Améliorer la production grainière est un objectif primordial pour la sélection des *Panicum*. Les avantages des semis sont la rapidité d'installation (simultanéité), la densité (amélioration de la qualité fourragère), la protection des sols (semis en lignes antiérosifs, facilité d'intervention). Plusieurs semis en grandes surfaces ont été réussis tant à Abidjan (Adiopodoumé) qu'à Bouaké.

La production grainière est de mauvaise qualité actuellement parce que :

1° Les récoltes sont peu abondantes ;

2° La qualité des graines récoltées est faible à la fois par des taux de germination assez bas et surtout une très grande irrégularité de ce taux d'une récolte à l'autre.

Des progrès importants peuvent être réalisés sur ces deux plans à la fois par l'amélioration des techniques et la transformation génétique des variétés.

ABSTRACT

The improvements of seed production is a major aim for the budding programs with *Panicum maximum*. The advantages of the pasture settlement seeds are high speed (simultaneity) and high density (improvement of the forage qualities), soil protection (antierosive barrier). Several sowings were successful near by Abidjan and Bouaké (Ivory Coast).

The bad quality of the present seed production came from :

1° Few seed quantity ;

2° Bad seed quality (low germination rate and highly irregular dormancy).

Major progresses could be obtained through plant breeding and improvement of technology.

La faiblesse majeure des *Panicum maximum* est leur multiplication par graines. Celle-ci n'est pas la conséquence d'une stérilité particulière, ni d'un nombre

de graines potentiel trop faible. Elle résulte de la difficulté à réaliser une bonne récolte de graines d'une qualité bien définie. Cette difficulté est due :

a) à la chute précoce des graines formées et à la fragilité des pédicelles (« shedding » ou « shattering ») ;

b) à l'étalement de la floraison et des maturations d'une talle à l'autre et sur la même inflorescence ;

c) à la très grande irrégularité de la qualité des graines formées (variations de la faculté germinative, diversité des contrôles de l'inhibition de germination).

d) à des attaques parasitaires variées (*Fusarium Cerebella*, *Tilletia*, oiseaux).

À l'objectif d'une bonne production grainière s'ajoute, évidemment, l'exigence que celle-ci concerne une bonne variété fourragère et que cette variété puisse être bien définie, stable et reproductible.

Pour répondre à cet objectif, il faut intervenir à la fois par le biais de l'amélioration génétique des variétés et de la mise au point de la conduite des champs semenciers. Pour déterminer si l'amélioration génétique est possible, il faut mettre en évidence une hétérogénéité génétique pour les caractéristiques grainières qui nous intéressent et maîtriser les hybridations. L'amélioration de la conduite des champs semenciers demande de connaître l'incidence des modifications de l'environnement sur ces mêmes caractéristiques.

L'amélioration globale de la production efficace (couverture réalisée à partir d'une récolte) passe par l'augmentation de la quantité de graines produites et/ou l'amélioration du taux de germination des graines produites.

Les recherches ont été menées sur deux plans : d'une part, l'essai empirique de diverses techniques et variétés, d'autre part, l'analyse détaillée des contrôles biologiques de la germination des graines et des transferts génétiques des caractéristiques de production.

Pour situer quantitativement le point de départ, nous pouvons décrire ainsi la situation moyenne d'une bonne variété de *Panicum maximum* (K187B).

Production de matière sèche par hectare et par an, culture intensive irriguée : 50 t.

Charge à l'hectare : 13 U.B.T.

Production de graines par hectare : 35 kg en une récolte.

Taux de germination de 5% à 30%.

Densité de semis : 2 kg par hectare de graines à 100% de germination.

Poids de 1 000 graines : 1 g.

Ces données moyennes de production ont été établies grâce à notre étroite collaboration avec l'équipe IEMVT de Bouaké. La production fourragère moyenne est obtenue à partir d'une expérimentation IEMVT menée depuis 4 ans sur 20 hectares.

Nous étudierons successivement :

1. Mode de reproduction et formules variétales.
2. Données sur la production brute.
3. Etudes biologiques sur la germination.

Nous concluerons en indiquant l'orientation de nos efforts.

1. MODE DE REPRODUCTION ET FORMULES VARIÉTALES

La plupart des *Panicum maximum* produisent leurs graines par apomixie. Le développement des sacs

embryonnaires se fait en majorité par la voie du bas de la figure 1. La descendance moyenne d'une plante laissée en pollinisation libre comprend environ 97% de plantes identiques à la plante mère et 3% de plantes de génotypes nouveaux appelées hors-types. Le pollen est fertile et n'intervient dans la voie asexuée que pour la deuxième fécondation (production de l'albumen) sauf exception.

Quelques plantes sexuées ont été découvertes au cours de prospections par COMBES et PERNÈS (1967, 1969), après doublement de leur nombre chromosomique elles restent sexuées et des croisements entre sexuées et apomictiques sont alors possibles au niveau tétraploïde (nombre chromosomique habituel des apomictiques qui peuvent par leur pollen fertile, intervenir comme parents mâles).

La sexualité est contrôlée génétiquement de deux façons distinctes. La première, probablement oligogénique, détermine l'aptitude à donner ou non des sacs embryonnaires non réduits. La deuxième, probablement polygénique contrôle le taux de sexualité (taux de sacs réduits et taux de hors-types) d'une plante apomictique.

Illustrons ceci par la situation décrite au tableau I.

Ainsi les transferts géniques de caractéristiques issues de diverses formes apomictiques sont possibles par une cascade d'hybrides sexués successifs. Le renforcement de l'apomixie à chaque étape rend possible l'obtention finale de variétés hybrides aussi apomictiques que les tétraploïdes naturels.

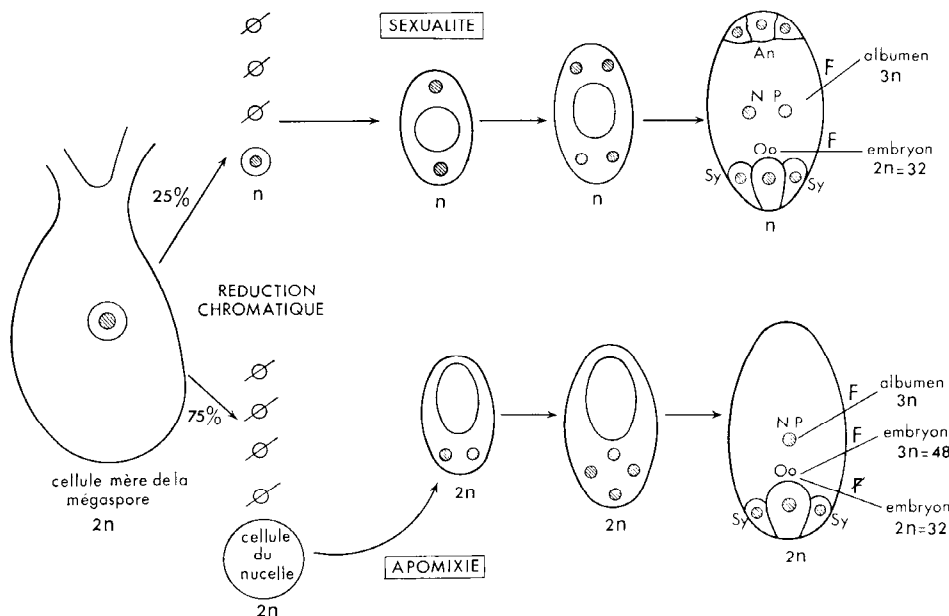


Fig. 1. — Apomixie facultative

TABLEAU I
SCHEMA DES DONNÉES
D'UNE SÉRIE DE CROISEMENTS
ENTRE SEXUÉS ET APOMICTIQUES

$S \times A$ (4%) \rightarrow 1/2 S_1 + 1/2 A_1 (25%)	croisement 1
$S_1 \times A'$ (1%) \rightarrow 1/2 S_2 + 1/2 A_2 (16%)	hybrides 3 voies
$S_2 \times A_2 \rightarrow$ 1/2 S_3 + 1/2 A_3 (11%)	croisement « full sib » de deux hybrides 3 voies.
$S_2 \times A''$ (1%) \rightarrow 1/2 S_4 + 1/2 A_4 (6%)	hybrides 4 voies (3 ^e croisement de retour sur un apomictique).

NOTE : la disjonction 1/2 S : 1/2 A dépend de la constitution génétique des parents ; elle est la plus fréquente mais pas la seule possible.

Le taux de sexualité a décliné régulièrement au fur et à mesure des recroisements avec des géniteurs apomictiques.

Le parent S est K189T ; A est G23, A' comme A'' est G3.

On peut constituer un réservoir sexué très varié et intégrant toute la diversité apomictique de départ. A partir de celui-ci l'apomixie sera récupérée, à un taux de sexualité ramené progressivement à son niveau le plus bas pour constituer des hybrides protégés par l'apomixie et qui seront perpétuables en libre pollinisation sans contrôle des croisements.

Réduire le taux de sexualité est une nécessité importante pour les deux raisons suivantes :

a) sécurité dans les propagations successives par graine des variétés hybrides ;

b) effet dépressif du rendement global dû à la présence des hors-types, comme le montre le tableau II.

TABLEAU II
EXTRAPOLATION SCHEMATIQUE
DE LA DIMINUTION DE RENDEMENT
DUE A LA PRÉSENCE DE HORS-TYPES
CHEZ DES HYBRIDES APOMICTIQUES SIMPLES
 $S \times A$ OÙ LE TAUX DE SEXUALITÉ EST
D'ENVIRON 30%

	Poids moyen de M.S. d'un hors-type (en g)	Poids moyen d'une plante hybride (en g)	Moyenne estimée (en t/ha/an)	
			avec hors-types	sans hors-types
Hybride 1 (P ₃)	95	330	34,4	42,9
Hybride 2 (P ₄)	108	315	34,8	40,9
Hybride 3 (P ₆)	94	304	29,5	39,5

2. DONNÉES SUR LA PRODUCTION BRUTE

Plusieurs expérimentations ont été faites par J. RENÉ, soit directement, soit en liaison avec l'ITEMVT. Certaines concernaient la mise au point d'une technique de récolte praticable en grande surface, d'autres l'analyse des composantes du rendement.

TECHNIQUES DE RÉCOLTE

Une première expérimentation a permis de choisir une technique de récolte manuelle relativement efficace, modification d'une méthode pratiquée au Kenya. Toutes les récoltes mécanisées ont été catastrophiques. La comparaison des différentes méthodes est donnée dans le tableau III.

TABLEAU III
RÉCOLTES RÉALISÉES A BOUAKÉ
AVEC LA VARIÉTÉ K187B
(COUVERTURE CALCULÉE SUR LA BASE DE 2 kg
PAR HECTARE DE GRAINES
A 100% DE GERMINATION.)

	Poids net en kg/ha	Taux de germination après 5 mois en %	Couverture possible (en ha)
Maturation sur pied et protection des graines par repliement des inflorescences	35,5	24,8	4,4
Maturation en grange après coupe	23,2	13,2	1,5
Maturation en meules dressées sur le champ	5,6	20,6	0,5
Maturation en tiges couchées sur le sol	21,5	30,2	3,2

La technique la moins mauvaise a été modifiée et l'installation des champs semenciers améliorée. Quatre variétés ont été comparées et se sont révélées très significativement différentes.

TABLEAU IV
COMPARAISON DES COUVERTURES
RÉALISÉES PAR LES RÉCOLTES DE 4 VARIÉTÉS
EN UTILISANT LA MEILLEURE TECHNIQUE
DU TABLEAU 3

Variétés	Poids net en kg/ha	Taux de germination en % 5 mois après la récolte	Couverture possible en ha
K187B	50	41	10,2
304	310	31	48,1
G18	66	14	4,6
G23	99	24	12,0

ÉTUDE DES COMPOSANTES DU RENDEMENT GRAINIER

La variabilité des caractères suivants a été analysée et on a établi leur liaison avec le rendement global en récolte normale. Ces caractères sont :

1. Le nombre moyen d'épillets par inflorescence : E
2. Le nombre moyen d'inflorescences par plante en début de maturation : T
3. Le poids d'épillets récoltés (poids brut) : PB
4. Le poids d'épillets remplis, obtenu après battage (poids net) : PN
5. Le taux de remplissage des épillets (poids net/poids brut) : R.

Tous ces caractères sont évalués sur 10 plantes prises au hasard dans chaque parcelle de l'essai. Sur l'ensemble de la parcelle, par la technique utilisée précédemment, les caractéristiques par parcelle sont évaluées, en particulier le poids net. Nous étudierons comment sont organisés ces facteurs du rendement mesurés par plante et leur incidence sur le rendement par parcelle. La variabilité a été appréciée sur un ensemble de 18 variétés représentatives de la diversité globale des *Panicum* de nos collections.

Les analyses de variance par caractère montrent des variabilités très fortes, sauf pour T (le nombre d'inflorescences dégagées quand la maturation des premières graines formées commence est à peu près le même pour toutes les variétés). L'instabilité des caractères est très forte comme l'indiquent les coefficients de variation très élevés (tabl. V).

TABLEAU V

ANALYSE DE VARIANCE DES CARACTÈRES
COMPOSANTES DU RENDEMENT GRAINIER

Caractères	ddl	F.	Moyennes	Coefficient de variation
E	17/432	87	586	18,8
PB	23/205	60	3,22 g.	29,9
PN	10/94	24	0,42 g.	48,5
R	10/94	9	22,9%	49,0

A partir de la matrice des corrélations intervariétés l'analyse des composantes principales permet d'étudier l'organisation des caractères, de situer le comportement de ces diverses variétés et d'analyser la régression rendement par parcelle/composantes par plantes.

85% de la variabilité est décrite par les deux premières composantes :

$$X = 0,7 E - 0,3 PB + 0,6 PN + 1,0 R$$

$$Y = 0,2 E + PB + 0,5 PN - 0,4 R$$

X se situe à droite (valeurs positives), les variétés qui, par plante, ont un bon rendement au battage, de nombreux épillets par inflorescence et un bon poids net.

Y se situe en haut (valeurs positives, les plantes qui

réalisent une bonne production par plante malgré un mauvais remplissage.

En schématisant, X est une expression d'ensemble du rendement (potentiel de production), Y une expression de son économie. Les meilleures variétés devraient avoir X élevé et Y très faible. Aucune de ces composantes n'est directement liée au rendement par parcelle. Par contre, la régression multiple du rendement par parcelle est approximativement :

$$Z (\text{rendement}) = X - Y$$

comme le montre la localisation des variétés à bon rendement par parcelle sur le graphique des composantes.

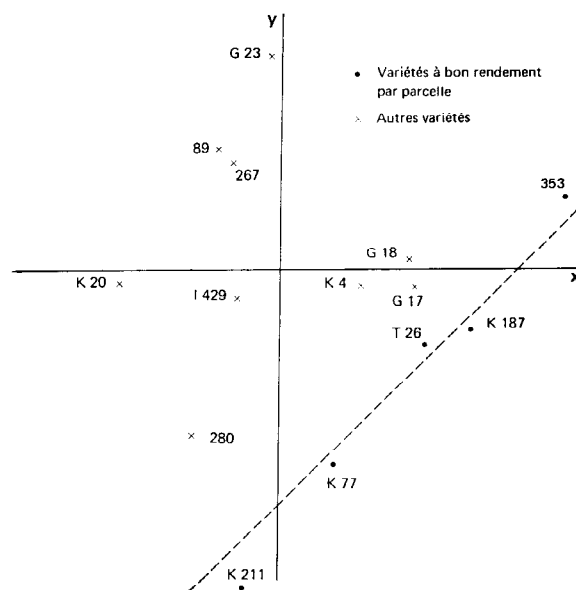


Fig. 2. — Analyse en composantes principales des caractéristiques du rendement par plante.

CONCLUSIONS

Ces analyses sont l'esquisse des démarches expérimentales qui permettront d'aborder la sélection des caractéristiques du rendement grainier. On pourra :

1° Déterminer les caractères qu'il faut sélectionner et construire l'index de sélection qui permette de transposer des caractéristiques par plante au rendement par parcelle.

2° Identifier des géniteurs intéressants ; 353 est une plante analogue à 304 et à G3 ; K187 est analogue aux formes tétraploïdes sexuées issues des diploïdes de départ. Les hybrides suivants sont fabriqués : hybrides directs tétraploïdes sexués x G3 et tétraploïdes sexués x K211 et hybrides 3 voies (tétraploïdes sexués x G3) x K211 et (tétraploïdes sexués x G3) x K77. Ils sont en cours d'observation.

3° Les extrapolations les plus optimistes ne permettent cependant pas d'espérer des rendements très supérieurs à ceux réalisés par 304 (tabl. II) et nos efforts porteront surtout vers l'amélioration de la qualité fourragère de plantes ayant ce niveau de production grainier et l'amélioration de la qualité des graines obtenues (haut taux de germination régulier). Les études de base suivantes sont entreprises dans ce but.

Enfin, on pourrait agir quantitativement en multipliant le nombre des récoltes, mais il nous paraît important de préserver la caractéristique importante de certaines variétés d'avoir la montaison nettement localisée dans une période définie de l'année (octobre).

Une autre action génétique sera la recherche, chez les diploïdes sexués, de mutants induits pour le « non shedding ».

3. ÉTUDES BIOLOGIQUES SUR LA GERMINATION

Nous sommes loin de pouvoir convenablement définir le taux de germination d'un lot de graines, encore moins d'assurer la production d'un lot de taux de germination donnée. Les facteurs suivants interviennent et sont en forte interaction :

- constitution génétique de la plante mère ;
- constitution génétique de la graine (embryon et albumen) ;
- corrélations morphogénétiques chez la plante mère ;
- conditions de milieu au cours de la formation des graines et de leur maturation ;
- âge de la graine ;
- conditions de milieu au cours de la mise en germination ;
- conditions de milieu au cours du stockage.

Nous rapporterons ici les données expérimentales démontrant l'existence de ces différents facteurs. La germination est un phénomène statistique et les lots de graines sont hétérogènes pour l'aptitude des graines à germer ou non.

ÂGE DE LA GRAINE ET EXISTENCE D'INHIBITIONS DE LA GERMINATION (rôle de l'albumen)

Sur la plupart des lots de graines récoltés le taux de germination, évalué dans des conditions standardisées, augmente progressivement au cours du temps qui sépare la récolte de la mise en germination.

Une figure typique est la suivante : 0 à 3% germination au moment de la récolte, augmentation progressive du taux de germination, 20, 30% étant atteint vers 6 mois, le plateau maximum de germination est atteint vers 10-12 mois et peut se maintenir 1 an ou 2.

Cependant ce tableau n'est pas toujours la règle, le plateau peut être parfois atteint dès la récolte ; d'autres

fois, le taux de germination n'augmente qu'après 1 an ou plus ou jamais.

Bien entendu, cette description est très floue et ne sépare pas ce qui pourrait être expliqué par une faculté germinative réduite et ce qui est dû à des inhibitions de germination. Les expériences suivantes permettent de séparer les deux phénomènes. Ce sont des cultures d'embryons, des tests au tétrazolum et l'effet du décorticage manuel (élimination des enveloppes).

Un résultat typique est le suivant (données moyennes de RÉNÉ, puis de RÉNÉ et SOUCIET).

TABLEAU VI

Germination des graines entières	Coloration au tétrazolum	Germination de graines décortiquées	Germination en culture d'embryon
10%	95%	80%	90%

Ainsi, il n'y a pas à proprement parler dormance mais *inhibition de la germination*, celle-ci est en très grande partie supprimée quand on élimine les enveloppes. Le rôle de ces dernières peut être direct ou indirect. Divers arguments nous font penser qu'il est plutôt indirect, en empêchant la diffusion hors de la graine d'*inhibitions localisées dans l'albumen*.

Ces arguments sont les suivants :

1° Existence d'un résidu d'inhibition qui disparaît quand on enlève l'albumen.

2° Corrélation entre le poids de l'albumen (ou sa coloration) et le degré d'inhibition (les graines à gros albumen bien développés sont plus inhibées).

3° Effets génétiques (l'albumen est un tissu issu de fécondation).

Une expérimentation génétique en cours peut nous permettre de confirmer cette hypothèse si la réponse est positive. Il s'agit de la comparaison du taux de germination de graines d'une même variété apomictique pollinisée par des plantes génétiquement différentes pour leur potentiel d'inhibition.

Le tri des graines sur leur aspect extérieur a des répercussions sur les taux de germination observés ; SOUCIET, par flotation et densimétrie, tente de séparer des catégories homogènes, RÉNÉ aborde le même objectif par l'observation des colorations.

De nombreuses techniques de levée des inhibitions ont été essayées dans ce laboratoire et par BANCILHON, les résultats étaient irréguliers variables avec le lot de graines considéré et peu répétables. C'est une des raisons qui ont conduit aux études plus précises que nous présentons ici.

VARIABILITÉ D'ORIGINE GÉNÉTIQUE

L'étude de croisements diallèles faits entre les diploïdes sexués montre que même dans ce pool génique

restreint il existe une variabilité génétique importante qui influe sur la germination.

Le taux de germination des graines elles-mêmes, au moment de leur récolte, est étudié dans deux séries de croisements différents.

a) Graines décortiquées : effets génétiques très importants, uniquement sous forme d'aptitudes spécifiques à la combinaison (étendue 24% entre les a.s. extrêmes).

b) Graines entières : effets génétiques très importants, uniquement sous forme d'aptitudes générales (surtout) et d'effets maternels généraux (étendu 13% entre les a.g. extrêmes, expliquant une étendue de 20% entre hybrides).

c) Graines entières F_2 : obtenues en pollinisation libre sur les familles hybrides : effets génétiques moins importants, tous en aptitude générale (étendue 4% entre a.g. extrêmes, expliquant une étendue de 6,4% entre hybrides).

A l'intérieur d'une famille hybride obtenue entre les croisements d'un hybride sexué (K189T x G23) par l'apomictique G3 des différences de germination entre plantes ont atteint 80%. Celles-ci se sont partiellement conservées au cours d'une autre récolte réalisée sur les multiplications clonales des plantes, l'intervalle était descendu à 40%.

Les effets maternels de l'expérience b) montre que la germination était la moins forte sur le généticien T35 dont le tallage est le plus réduit.

de la germination que nous pouvons associer au comportement, normal ou perturbé, de la morphogénèse de la plante mère porteuse des graines étudiées.

Les graines portées par les premières inflorescences formées échappent en partie aux inhibitions de germination, le taux de germination est en moyenne plus élevé de 20%. De même, il existe une variation du taux de germination des graines formées sur une inflorescence (les premières tombées et celles qui restent fixées germent davantage).

Les perturbations des corrélations morphogénétiques agissent très précocement et avec une assez grande ampleur. Il est cependant difficile d'orienter précisément ces actions, les perturbations de la morphogénèse (bien avant le début de la montaison, par des suppressions de talles) se traduisent par une instabilité (accroissement de variance) plutôt que par un effet orienté de façon précise. Ces actions pourront être probablement efficaces pour rendre disponible la plante à l'intervention d'un facteur à effet orienté.

Les modifications des liaisons plante-graine par section de familles au moment de la formation et de la maturation des graines agissent aussi sur les taux de germination. Ceci est également décelable par la modification des conditions de la maturation liée aux diverses techniques de récolte. Le type architectural et la concentration de la phase florale semblent liés à l'inhibition de la germination.

EFFETS DU MILIEU

Les conditions du milieu modulent le taux de germination tout au long du développement de la plante mère et de la graine. Les moments les plus marqués

VARIABILITÉ D'ORDRE ÉPIGÉNÉTIQUE

Nous désignerons par ce terme toutes les variations

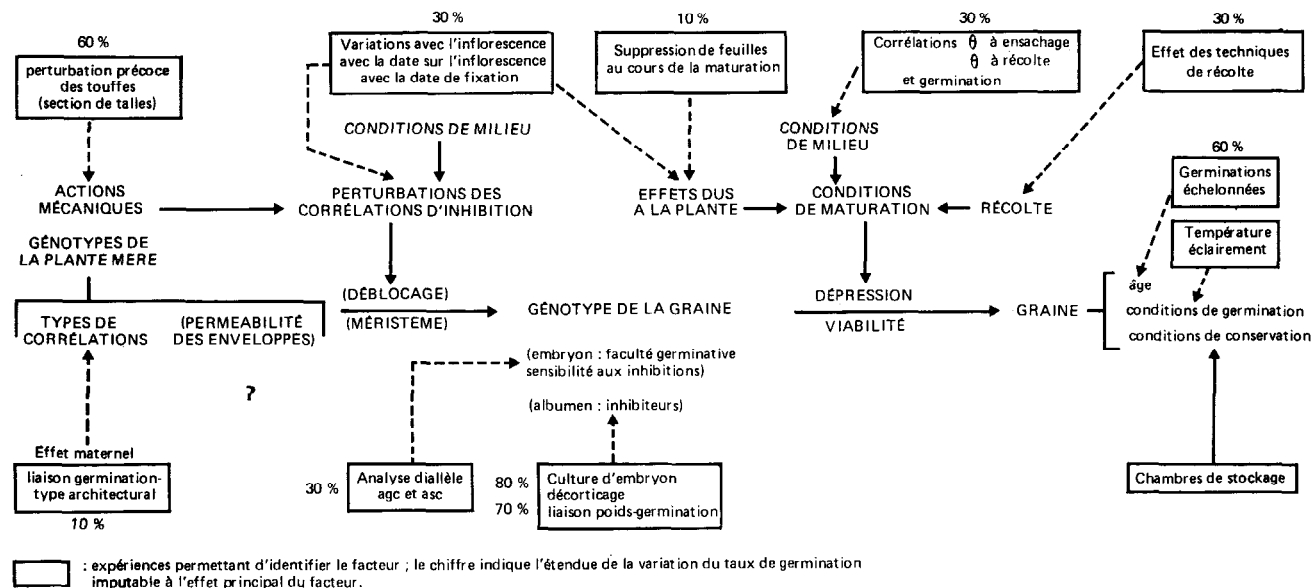


Fig. 3. — Facteurs intervenant sur la germination des graines de *Panicum maximum*.
Erratum. — Deuxième rectangle (de gauche à droite), lire « avec la durée de fixation ».

d'intervention du milieu sont ceux, difficilement contrôlables, des conditions de température au cours de la maturation des graines sur la plante-mère. Les conditions de stockage et de mise en germination jouent aussi, mais comme elles interviennent en fin de série leur rôle est très difficile à identifier de façon répétable quand tous les facteurs antérieurs ne sont pas contrôlés.

Enfin le milieu intervient aussi indirectement en modifiant le déroulement de la morphogenèse de la plante-mère.

Les résultats préliminaires (mais cependant multiples et acquis lentement et difficilement) présentés ici permettent de construire les plans de recherches susceptibles d'apporter en des délais évaluable des résultats intéressants.

Au niveau de la production globale, une variété (304) atteint un niveau déjà satisfaisant et plusieurs hybrides sont en cours d'essai qui utilisent des variétés analogues comme géniteurs et dont certains correspondent aux formules proposées ici.

Au niveau des taux de germination l'analyse génétique montre les pistes de géniteurs sexués utilisables. L'analyse précise du site d'inhibition apportera l'indication du niveau auquel doit s'effectuer l'appréciation des caractères à sélectionner. Plusieurs organisations des champs semenciers (pollinisateurs et techniques culturales) peuvent être proposées et testées.

CONCLUSIONS

La diversité des facteurs en cause, l'incapacité à contrôler toutes les caractéristiques du milieu rendent

difficile la mise au point d'une technique précise de production de graine de qualité convenable.

Il faut cependant noter l'importance de certains facteurs individuels, qui s'expriment malgré les difficultés de contrôle expérimental. Nous avons schématisé les différents facteurs décelés dans le schéma ci-joint.

La lecture de ce schéma montre que deux orientations de recherche sont susceptibles d'aboutir ; ce sont :

1. Sélection pour le taux de germination : recherche d'hybrides à bonne germination et de pollinisation favorables dans le champ semencier de la production apomictique (exploiter si elle est prouvée l'éventuelle intervention sur l'albumen par la 2^e fécondation).

2. Technique culturale et de récoltes, en axant l'étude sur les aspects d'interaction entre :

a) Une phase de conditionnement et de création de réceptivité avec facteurs ultérieurs, par perturbation mécanique des touffes ;

b) Une phase d'orientation favorable du développement avant la récolte : localité, période, nutrition, défoliation, traitement anti-abscission des pédicelles...

c) La phase de récolte et de fin de maturation.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM le 18 avril 1975.